云 南 植 物 研 究 2002，24（6）：733～742
Acta Botanica Yunnanica

# 西域旌节花的雌雄配子体发育及其系统学启示*

韦仲新，金巧军，杨世雄**，王 红，王 峰
（中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204）

**摘要**：研究西域旌节花（*Stachyurus himalaicus* Hook. f. et Thoms. ex Benth）雌雄配子体的形成和发育过程，并与“近缘”类群（山茶科、猕猴桃科、山柳科、省沽油科、堇菜科、金缕梅科和 Crossomataceae 等）的胚胎学特征进行了比较。西域旌节花主要胚胎学特征可概括为：四囊型花药，药壁形成方式为基础型，花药壁由表皮、药室内壁、2～3 层中层和绒毡层组成，药室内壁纤维质加厚，腺质绒毡层，小孢子母细胞减数分裂为同时型，小孢子四分体呈四面体形排列，花粉散发时为二细胞；胚珠倒生，双珠被，厚珠心，珠孔由内、外珠被构成，具珠心冠和承珠盘，蓼型胚囊。从目前可资利用的雌雄配子体形成和发育的资料来看，旌节花科与堇菜科最为接近，与金缕梅科的关系值得注意，而与山柳科和猕猴桃科以及山茶科的关系相对疏远。胚胎学证据不支持 Nandi 等（1998）揭示的旌节花科与 Crossosomataceae 的姐妹群关系，但他们的分析结果在某种程度上仍然得到了胚胎学证据的支持。

**关键词**：胚胎学；西域旌节花；系统学启示
**中图分类号**：Q 944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2002)06－0733－10

# The Development of Male and Female Gametophytes of *Stachyurus himalaicus* and Its Systematic Enlightenment

WEI Zhong-Xin，JIN Qiao-Jun，YANG Shi-Xiong，WANG Hong，WANG Feng
(*Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China)

**Abstract**：This paper deals with the formation and development of both male and female gametophytes of *Stachyurus himalaicus* and a comparison of embryological features was made among Stachyuraceae and its related taxa such as Theaceae，Actinidiaceae，Clethraceae，Staphyleaceae，Violaceae，Hamamelidaceae and Crossosomataceae. The embryology features of *Stachyurus himalaicus* may be summarized as follows. The wall of the tetrasporangiate anther comprises the epidermis，fibrous endothecium，two or three middle layers and glandular tapetum，with a wall formation of basic type. By miosis，the microspore mother cells undergo simultaneous cytokinesis and so result in the tetrahedral microspore tetrads. The pollen grains shed at two-celled stage. The ovules are anatropous，bitegminous and crassinucellate. Both the inner and the outer integuments take part in the formation of micropyle. The nucellar cap and hypostase are developed. The chalazal or sub-chalazal megaspore is functional，developing into a *Polygonum* type embryo sac. Em-

* 基金项目：国家自然科学基金（39870088），云南省应用基础研究基金（98C091M）和中国科学院知识创新工程资助
** 通讯作者 Author for correspondence
收稿日期：2002－03－21，2002－06－27 接受发表
作者简介：韦仲新（1941－）男，广东人，研究员，主要从事植物学和孢粉学研究。

bryologically, Stachyuraceae is more similar to Violaceae and Hamamelidaceae, but the families of Clethraceae, Actinidiaceae and Theaceae seem to be more stand off from Stachyuraceae. The progressively sister relationship between Stachyuraceae and Crossomataceae as well as Staphyleaceae, revealed by Nandi *et al*. in 1998, is not supported by embryology.

**Key words**: Embryology; *Stachyurus himalaicus*; Systematic enlightenment

旌节花科 Stachyuraceae 是一个东亚特有的小科，仅含 1 属（旌节花属 *Stachyurus*），10 ~ 16 种（陈书坤，1981；汤彦承等，1983）。该科最早以属的等级放在海桐花科 Pittosporaceae 中（Siebold & Zuccarini，1835）。目前，其科的等级虽已被普遍接受，但其系统位置则一直众说纷纭。从当代几个有影响的被子植物分类系统来看，主要有两种不同的观点：一种观点认为，旌节花科与山茶目中的山茶科 Theaceae 或猕猴桃科 Actinidiaceae 接近（Gilg，1893；Cronquist，1968；Dahlgren，1980；Thorne，1992；Takhtajan，1987；1997）；另一种观点认为，该科与堇菜目中的大风子科 Flacourtiaceae 或堇菜科 Violaceae 亲缘（Melchior，1964；Takhtajan，1969；Cronquist，1981，1988）。此外，也有学者认为旌节花科与金缕梅科 Hamamelidaceae（Hutchinson，1968）和山柳科 Clethraceae 接近。最近，Nandi 等（1998）基于 *rbc*L 序列资料及其它非分子生物学资料的分支分析得出了一个意想不到的结果——旌节花科与 Crossosomataceae 互为姐妹群，进而再与省沽油科 Staphyleaceae 发生联系。Crossosomataceae 是一个分布于北美的小科，曾被放在与山茶目很近的位置（Melchior，1964），但在大多数分类系统中都被放在远离山茶目和堇菜目的蔷薇目 Rosales 中（Brummitt，1992）；省沽油科的系统位置更远，被置于蔷薇亚纲的无患子目（Cronquist，1981）。

胚胎学证据在解决属以上分类等级系统关系方面的重要性历来为系统学家所重视和青睐。旌节花科的胚胎学研究前人曾有过报道，如 Mathew & Chaphekar（1977）对中国旌节花 *S. chinensis*，Sato（1976）和 Kimoto & Tokuoka（1999）对产于日本的早春旌节花 *S. praecox* 都进行过胚胎学研究。本文在前人研究的基础上，选择在中国南方以及喜马拉雅地区广泛分布的西域旌节花 *S. himalaicus* 进行胚胎学研究，旨在进一步确定旌节花科的胚胎学特征，并通过与相关类群的胚胎学特征比较，为探讨和阐明旌节花科的系统位置提供证据。

## 1 材料与方法

西域旌节花（*Stachyurus himalaicus* Hook. f. et Thoms. ex Benth）采自云南省易门县六街乡大新村后山，凭证标本（韦仲新 2000 - 4）存放于中国科学院昆明植物研究所植物标本馆（KUN）。不同发育时期的花芽用改进的 FAA 固定液固定，乙醇系列脱水，二甲苯透明，常规石蜡包埋、切片，片厚 4 ~ 7μm，铁矾苏木精染色，橙红 G 衬染，中性树脂封藏，Olympus PM - 10AD 光学显微镜下观察照相。

## 2 观察结果

### 2.1 花粉囊发育

西域旌节花的花药由 4 个孢子囊组成。发育初期构造较简单，外面为一层原表皮，内面为一群形态相同的基本分生组织。随着花药的继续发育，4 个角隅的细胞分裂较快，花药呈现四棱的外形。随后在 4 个角隅处的原表皮下的第一层细胞分化出孢原细胞，孢原细

胞进行平周分裂，形成内外两层，外层为初生周缘细胞，内层为初生造孢细胞。初生周缘细胞继续分裂，形成内外次生周缘层（图版Ⅰ：1）。外次生周缘层平周分裂一次，形成药室内壁和一层中层细胞；内次生周缘层也平周分裂，形成另一中层细胞和绒毡层，这是典型的基础型药壁发育方式。当小孢子母细胞形成时花药壁发育完全。分化完全的花药壁一般由 5 ~ 6 层细胞组成，由外至内依次为：表皮、药室内壁、中层（2 ~ 3 层细胞）及绒毡层（图版Ⅰ：2）。表皮细胞的形状随着花药的发育而变化，到花药成熟时变成不规则形（图版Ⅰ：10）。药室内壁随着花药的发育，细胞不断径向和切向增宽，并在内切向壁和纵向壁上出现纤维加厚（图版Ⅰ：10）。中层由 2 ~ 3 层细胞构成，初期可能作为储存营养物质之用。后来细胞被挤压逐渐解体并被吸收（图版Ⅰ：10）。绒毡层为腺质绒毡层，绒毡层细胞初期为单核，形状与周围细胞无异，小孢子母细胞开始减数分裂时，绒毡层细胞体积逐渐增大，细胞质变浓，出现二核（图版Ⅰ：3），小孢子二分体时期绒毡层最发达，其后绒毡层细胞开始解体，至花粉粒完全成熟时只剩残迹（图版Ⅰ：10）。

## 2.2　小孢子发生

初生造孢细胞通过分裂和分化依次形成次生造孢细胞和小孢子母细胞，初期的小孢子母细胞排列紧密，细胞质浓厚（图版Ⅰ：2），以后逐渐分开，进入减数分裂。减数分裂过程中，细胞质的分裂为同时型，即第一次分裂时形成两核，但不进行细胞质分裂（图版Ⅰ：4），第二次分裂时形成四核（图版Ⅰ：5），随后，四核之间产生细胞壁，形成以四面体形为主的小孢子四分体（图版Ⅰ：6）。

## 2.3　雄配子体的发育

同一药囊内的小孢子发育不同步。新形成的小孢子壁薄，有浓厚的细胞质和位于中央的核，随后，细胞壁变厚，体积增大，出现明显的 3 个凹陷（图版Ⅰ：7），中央逐渐形成一个大的液泡，细胞核和细胞质被挤到边缘，经历一次有丝分裂后，形成一个大的营养细胞和一个小的生殖细胞（图版Ⅰ：8）。花粉成熟时，中央液泡消失，营养细胞和生殖细胞移向中央，花粉以此状态释放（图版Ⅰ：9）。

## 2.4　胚珠的结构与发育

胚珠倒生有两层珠被（图版Ⅰ：11，12），其中内珠被比外珠被早发生（图版Ⅱ：14，15），但外珠被发育快于内珠被，最终将珠心和内珠被包围，内外珠被共同形成“之”形珠孔（图版Ⅰ：12）。珠心直，属厚珠心类型，前后的珠心组织分别形成珠心冠和承珠盘（图版Ⅰ：13）。

## 2.5　大孢子的发生

在珠被形成的同时，珠心表皮下分化出一个或两个孢原细胞，孢原细胞平周分裂，形成内外两个细胞，外侧的一个为初生周缘细胞，内侧的为初生造孢细胞（图版Ⅱ：14）。初生周缘细胞继续进行平周分裂，生成 3 ~ 4 层周缘组织，形成厚珠心（图版Ⅱ：14，15）。造孢细胞直接成为大孢子母细胞，（图版Ⅱ：15）。大孢子母细胞减数第一次分裂后形成二分体，其中合点端细胞比珠孔端的细胞稍长（图版Ⅱ：16），合点端的二分体细胞继续分裂形成两个细胞，珠孔端的二分体细胞退化，有的在退化过程中分裂一次形成线形大孢子四分体（图版Ⅱ：17），有的来不及分裂便退化形成三分体（图版Ⅱ：18）。通常情况下，合点端的大孢子成为功能大孢子，偶见亚合点端功能大孢子（图版Ⅱ：18）。

### 2.6　胚囊的形成

胚囊发育方式为蓼型，没有发现 Mathew & Chaphekar（1977）报道的在中国旌节花中观察到的双孢子英地百合型胚囊。功能大孢子经过 3 次连续的有丝分裂依次形成二核（图版Ⅱ：19）、四核（图版Ⅱ：20，21）和八核胚囊。成熟胚囊具有通常的结构（图版Ⅱ：22），珠孔端发育出卵器，合点端发育出 3 个反足细胞，两个极核移向胚囊中央。本研究观察到了同一胚珠中发育出两个胚囊的现象（图版Ⅱ：23）。

## 3　讨论

### 3.1　旌节花科的胚胎学特征

西域旌节花与已报道的早春旌节花（Sato，1976；Kimoto & Tokuoka，1999）和中国旌节花（Mauritzon，1936；Mathew & Chaphekar，1977）相比，其雌雄配子体的形成和发育过程十分相似，唯一的不同在于早春旌节花没有大孢子三分体和多胚现象的报道。旌节花科雌雄配子体形成和发育阶段的胚胎学特征可以概括为：四囊型花药，药壁形成方式为基础型，花药壁由表皮、药室内壁、2～3 层中层和绒毡层组成，表皮宿存，药室内壁纤维质加厚，腺质绒毡层，小孢子母细胞减数分裂为同时型，小孢子四分体的排列为四面体形，花粉成熟时为二细胞时期；胚珠倒生，双珠被，厚珠心，珠孔由内、外珠被共同构成，具珠心冠和承珠盘，合点端或亚合点端功能大孢子，蓼型胚囊，偶见双孢子英地百合型胚囊。

### 3.2　胚胎学特征的系统学启示

根据我们已经掌握的胚胎学资料（Davis，1966；Johri 等，1992；Tsou，1995，1997；杨世雄和闵天禄，1995），旌节花科与其“近缘”类群之间有着相当程度的相似性（表 1）。就小孢子的形成和发育过程而言，各“近缘”类群之间基本相似，惟有 Crossosomataceae 的药室内壁和绒毡层由不规则的 2～3 层细胞组成以及省沽油科的中层只有 1 层细胞，比较特殊。

从大孢子的形成和发育过程来看，猕猴桃科和山柳科的胚珠为单珠被，薄珠心，没有珠心冠，具有珠被绒毡层，与旌节花科的区别最大。山茶科的胚珠为薄珠心，珠孔仅由内珠被围成，没有珠心冠，与旌节花科也有明显的不同。在其它几个与旌节花科相对接近的“近缘”类群中，堇菜科与旌节花科最为相似，除了堇菜科无亚合点端功能大孢子的报道外，二者的其它胚胎学特征基本相同。由此可见，从目前可以利用的雌雄配子体形成和发育的资料来看，旌节花科与堇菜科的关系最为接近。其次，旌节花科与金缕梅科的关系也值得注意，Johri 等（1992）曾指出，旌节花科的种皮结构不同于堇菜科而与金缕梅科相似。

Mathew & Chaphekar（1977）的研究重点探讨了旌节花科与山茶科、大风子科和金缕梅科的关系，认为旌节花科与山茶科关系最近。他们的研究强调了这两个科都不具珠被绒毡层、具双孢型胚囊、极核都在受精前融合、茄型胚和具多胚现象等胚胎学特征。实际上，除了具双孢型胚囊这一特征目前仅在这两个科中观察到外，其它被强调的特征也为其它相关类群分享。值得指出的是，山茶科没有珠被绒毡层的描述与实际情况不符，早在 1965 年，曹慧娟就报道过油茶（*Camellia oleifera*）的珠被绒毡层，Tsou（1997）再次描述了细叶山茶（*C. tenuifolia*）的珠被绒毡层。此外，旌节花科中双孢胚囊属英地百合型，且非常少见，胚囊发育的主要类型仍是单孢子的蓼型胚囊；山茶科中的情况也是一样，虽然以往

表 1　旋节花科及其相关类群主要胚胎学特征比较

Table 1　Main embryological characters of Stachyuraceae and its related families

| 特征 Characters | | 旋节花科 Stachyuraceae | Crossosomataceae | 省沽油科 Staphyleaceae | 金缕梅科 Hamamelidaceae | 大风子科 Flacourtiaceae | 堇菜科 Violaceae | 山茶科 Theaceae | 猕猴桃科 Actinidiaceae | 山柳科 Clethraceae |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 花药 | 花粉囊 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| | 药壁发育 | 基础型 | – | – | – | – | – | 基础型 | – | – |
| | 药壁层数 | 5～6 | 5～6 | 4 | 5～6 | 5～6 | 5，偶 6～7 | 5 | – | 5～6 |
| | 成熟花药的表皮 | 宿存 | 宿存 | 崩溃 | – | 宿存 | – | 宿存 | – | 宿存 |
| | 药室内壁 | 纤维加厚，1 层 | 纤维加厚，不规则 2～3 层 | 纤维加厚，1 层 | 纤维加厚，1 层 | 纤维加厚，1 层 | 纤维加厚，1 层 | 纤维加厚，1 层 | 纤维加厚，1 层 | 纤维加厚，1 层 |
| | 中层 | 2～3 层 | 2～3 层 | 1 层 | 2～3 层 | 1～2 层 | 2 层，偶 3～4 层 | 2～3 层 | – | 2～3 层 |
| | 绒毡层 | 分泌型，1 层 | 分泌型，不规则 2～3 层 | 分泌型，1 层 | 分泌型，1 层 | 分泌型，1 层 | 分泌型，1 层 | 分泌型，1 层 | 分泌型，1 层 | 分泌型，1 层 |
| | 绒毡层细胞核数 | 2 | 2～4 | 2 | 多个或 2～3 | 2～4 | 2 | 2 | 2 | 多核 |
| | 小孢子胞质分裂 | 同时型 | 同时型 | 同时型 | 同时型 | 同时型 | 同时型 | 同时型 | 同时型 | 同时型 |
| | 四分体形状 | 四面体形 | 四面体形，交互形 | 四面体形 | 四面体形，对称形，交互形 | 四面体形，对称形 | 四面体形，对称形，交互形 | 四面体形，对称形，交互形 | 四面体形 | 四面体形 |
| | 成熟花粉 | 2 细胞 | 2 细胞 | 2 细胞 | 2 细胞 | 2 细胞 | 2 细胞 | 2 细胞 | 2 细胞 | 2 细胞 |
| 胚珠 | 胚珠类型 | 倒生 | 曲生 | 倒生 | 倒生 | 直生、横生、倒生 | 倒生，曲生 | 倒生 | 倒生 | |
| | 珠被 | 双珠被 | 双珠被 | 双珠被 | 双珠被 | 双珠被 | 双珠被 | 2 | 单珠被 | 单珠被 |
| | 珠被中维管结构 | 无 | 无 | 无 | 有 | – | 有 | – | – | |
| | 珠孔形成 | 内外珠被 | 内外珠被 | 内外珠被 | 内外珠被 | 内珠被或内外珠被 | 内外珠被或内珠被 | 内珠被 | – | – |
| | 珠被绒毡层 | 无 | – | – | – | – | – | 无或有 | 有 | 有 |
| | 珠心 | 厚珠心，周缘珠心组织厚 6～8 层 | 厚珠心，周缘珠心组织奄 6～7 层 | 厚珠心，周缘珠心组织厚 3～8 层 | 厚珠心，周缘珠心组织 8～10 层 | 厚珠心，周缘珠心组织厚 3～7 层 | 厚珠心 | 薄珠心 | 薄珠心 | 薄珠心 |
| | 珠心冠 | 有 | – | 有 | – | – | 有 | 无 | – | – |
| | 承珠盘 | 有 | 有 | – | 有 | 有 | 有 | 有 | – | 有 |
| | 孢原细胞 | 2～3 个或单孢原 | 多数 | 单孢原 | 单孢原或多孢原 | – | 单孢原或多孢原 | 1，2，3 | 单孢原 | 2～3 个 |
| | 功能大孢子 | 合点端或亚合点端 | 合点端 | 合点端 | 合点端或亚合点端 | 合点端或亚合点端 | 合点端 | 合点端 | 合点端 | 合点端 |
| | 胚囊类型 | 蓼型，偶见英地百合型 | 蓼型 | 蓼型 | 蓼型 | 蓼型，胚囊突破珠心达到外珠孔 | 蓼型 | 蓼型，葱型 | 蓼型 | 蓼型 |
| | 反足细胞 | 3 个 | 3 个再次分裂成 5～6 个 | 3 个 | 3 个 | 3 个 | 3 个 | 3 个或不形成 | 3 个 | 3 个 |

"—"：没有资料

报道的山茶属都为双孢八核葱型胚囊（Kapil & Sethi，1963；曹慧娟，1965；Mathew，1978；刘成运和张香兰，1983；李天庆和曹慧娟，1986；Tsou，1997），但近年报道的山茶科中的其它类群的胚囊发育都为蓼型，如广义核果茶属 *Pyrenaria* s. l.、木荷属 *Schima*、美洲荷属 *Franklinia*、杨桐属 *Adinandra*、红淡比属 *Cleyera* 和柃属 *Eurya* 等（杨世雄和闵天禄，1995；Tsou，1995，1997）。Mathew & Chaphekar（1977）由于过分强调了上述并非专有的和不切实际的胚胎学特征，忽略了旌节花科与山茶科间在胚胎学上的一些明显的差异（如珠心、珠孔的一些特征），因而得出"旌节花科与山茶科的关系最近"的看法。

Nandi 等（1998）揭示的旌节花科与 Crossosomataceae 最为近缘进而与省沽油科比较亲缘的系统关系虽然得到了 Kimoto & Tokuoka（1999）基于胚胎学以及种皮解剖学证据的支持，但这一支持的力度是有限的。因为 Kimoto & Tokuoka（1999）并没有将旌节花科与在历史上被认为与该科"近缘"的相关类群作全面的比较。正如我们的研究所揭示的，在胚胎学上，旌节花科与 Crossosomataceae 科和省沽油科的相似性不及旌节花科与堇菜科和金缕梅科。Crossosomataceae 的药室内壁和绒毡层由不规则的 2 ~ 3 层细胞组成，胚珠弯生［在旌节花科的"近缘"类群中，只有山茶科中的厚皮香亚科具有这类胚珠（Tsou，1995）］，反足细胞再次分裂，没有珠心冠的报道；省沽油科花药的中层只有一层细胞，单孢原，没有承珠盘的报道，这些都与旌节花科不同。不过，胚胎学证据虽然不支持 Nandi 等（1998）揭示的旌节花科与 Crossosomataceae 的姐妹群关系，但 Nandi 等（1998）的分析结果在一定程度上仍然得到了胚胎学证据的支持。从 Nandi 等（1998）的分支图上可以看出，具有厚珠心的旌节花科、Crossosomataceae、省沽油科、大风子科、堇菜科和金缕梅科都分布在由他们命名的蔷薇支（rosid clade）上，而具薄珠心的山茶科、猕猴桃科和山柳科都分布在紫菀支（asterid clade）上。

### 3.3 西域旌节花的性别

在过去几乎所有有关旌节花科的文献中，都认为该科植物为两性花。然而，汤彦承等（1983）发现旌节花科植物的花虽然都有雌雄生殖器官，但他们检查到至少有 6 种的两性花中，有些花根本就没有花粉。意思是：形式上是两性花，但实则上已分化为雌雄异株。韦仲新和杨增宏（2001）以西域旌节花为对象，对此现象进行了深入的观察和论述，并且证明了西域旌节花的确是功能单性花，并把这一现象称之为假两性花或功能单性花。我们的胚胎学研究证实了这一现象。

在西域旌节花的功能雄花中，胚珠的发育严重滞后于雄蕊的发育，当花药中的花粉已成熟并且开始散发时，胚珠的发育仍然处于大孢子母细胞阶段，故胚珠无法进一步长大和授粉，只好随整朵花的脱落而消失。反之，在功能雌花中，雄蕊在小孢子母细胞进入减数分裂前期时便开始退化（图版Ⅱ：24），不继续发育，最后形成空的花粉囊。偶尔，也有发育到四分体阶段的情况，但未观察到成熟的花粉粒。值得注意的是，在小孢子母细胞开始退化前绒毡层开始退化（图版Ⅱ：25），我们推测，小孢子母细胞不能继续发育的原因可能在于绒毡层的提前退化，不能提供其发育所需的营养。

## 〔参 考 文 献〕


Brummitt RK，1992．Vascular Plant Families and Genera ［M］．Kew：Royal Botanic Gardens

Cao HJ（曹慧娟），1965．Embryological observation on *Camellia oleosa* Rehd ［J］．*Acta Bot Sin*（植物学报），**13**（1）：44—5

Cao HJ（曹慧娟），Li TQ（李天庆），1986．Embryological study on the early development of seeds of *Camellia chrysantha*（Hu）Tuyama ［J］．*J Beijing For Coll*（北京林业大学学报），**2**：43—47

Chen SK（陈书坤），1981．A study on the Stachyuraceae from China ［J］．*Acta Bot Yunnan*（云南植物研究），**3**（2）：125—137

Cronquist A，1968．The Evolution and Classification of Flowering Plants ［M］．London：U．K

Cronquist A，1981．An Integrated System of Classification of Flowering Plants ［M］．New York：Columbia Univ．Press

Cronquist A，1988．The Evolution and Classification of Flowering Plants ［M］．New York：The New York Botanical Garden

Dahlgren R，1980．A revised system of classification of the angiosperms ［J］．*Bot J Linn Soc*，**80**：91—124

Davis GL，1966．Systematic Embryology of Angiosperms ［M］．New York：Wiley and Sons

Gilg E，1893．Stachyuraceae．In：Engler A，Prantl K，Die Naturlichen Pflanzenfamilien ［M］．Leipnig，Germany．3 Teil 6：192—193

Hutchinson J，1968．The Genera of Flowering Plants ［M］ Vol．II．Oxford

Johri BM，Ambegaokar KB，Srivastava PS，1992．Comparative Embryology of Angiosperms ［M］．2 vols．New York：Springer-Verlag，1992

Kapil RN，Sethi SB，1963．Development of male and female gametophytes in *Camellia sinensis*（L．）O．Kuntze ［J］．*Proc Nat Inst Sci India*，**29B**：567—574

Kimoto Y，Tokuoka T，1999．Embryology and relationship of *Stachyurus*（Stachyuraceae）［J］．*Acta Phytotax Geobot*，**50**（2）：187—200

Li TQ（李天庆），Cao HJ（曹慧娟），1986．Microsporogensis and development of male gametophyte of *Camellia reticulata*（Hu）Tuyama ［J］．*J Beijing For Coll*（北京林业大学学报），**2**：30—35

Liu CY（刘成运），Cheng XL（张香兰），1983．Development of the male and female gametophytes in *Camellia reticulata* L．［J］．*Acta Bot Yunnan*（云南植物研究），**5**（2）：401—408

Mathew CJ，Chaphekar M，1977．Development of female gametophyte and embryogeny in *Stachyurus chinensis* ［J］．*Phytomorphology*，**27**（1）：68—79

Mathew CJ，1978．Development of male and female gametophytes in *Camellia sasanqua* ［J］．*Phytomorphology*，**28**（3）：262—269

Mauritzon J，1936．Zur Embryologie einiger Parietales-familien ［M］．Svensk bot．Tidskr，**30**：79—113

Melchior H，1964．Guttiferales and Violales．In：Engler A，Syllabus der Pflanzenfamilien ［M］．Berlin，Germany．Vol．II：156—175，322—341

Nandi OI，Chase MW，Endress PK，1998．A combined cladistic analysis of angiosperms using rbcL and non-molecular data sets ［J］．*Ann Missuri Bot Gard*，**85**（1）：137—212

Sato Y，1976．Embryological studies on *Stachyurus praecox* and its variety ［J］．*Sci Rep Tohoku Imp Univ*，Ser．4，Biol，**37**：131—138

Siebold PF，Zuccarini JG，1835．Flora Japonica ［M］．Leiden，The Netherlands

Takhtajan A，1969．Flowering Plants：Origin and Dispersal ［M］．Edinburgh

Takhtajan A，1987．Systema Magnoliophytorum ［M］．Leningrad：Nauka．（in Russian）

Takhtajan A，1997．Diversity and Classification of Flowering Plants ［M］．New York：Columbia University Press

Tang YC（汤彦承），Cao YL（曹亚玲），Xi YZ（席以珍），*et al*，1983．Systematic studies on Chinese Stachyuraceae（1）-Phyto-geographical，Cytological，Palynological ［J］．*Acta Phytotax Sin*（植物分类学报），**21**（3）：236—253

Thorne RF，1992．Classification and geography of the flowering plants ［J］．*Bot Rev*（Lancaster），**58**（3）：225—348

Tsou CH，1995．Embryology of Theaceae—anther and ovule development of *Adinandra*，*Cleyera*，and *Eurya* ［J］．*J Pl Res*，**108**：77—86

Tsou CH，1997．Embryology of Theaceae—anther and ovule development of *Camellia*，*Franklinia*，and *Schima* ［J］．*Amer J Bot*，**84**

(3)：369—381

Wei ZX（韦仲新），Yang ZH（杨增宏），2001. Growth，Development and some biological phenomena of *Stachyurus himalaicus* under different environmental conditions [J]. *Chin J Appl Environ Biol*（应用与环境生物学报），**7**（4）：315—320

Yang SX（杨世雄），Ming TL（闵天禄），1995. Embryological studies on genera *Pyrenaria* and *Tutcheria* of family Theaceae [J]. *Acta Bot Yunnan*（云南植物研究），**17**（1）：67—71

## 图版说明

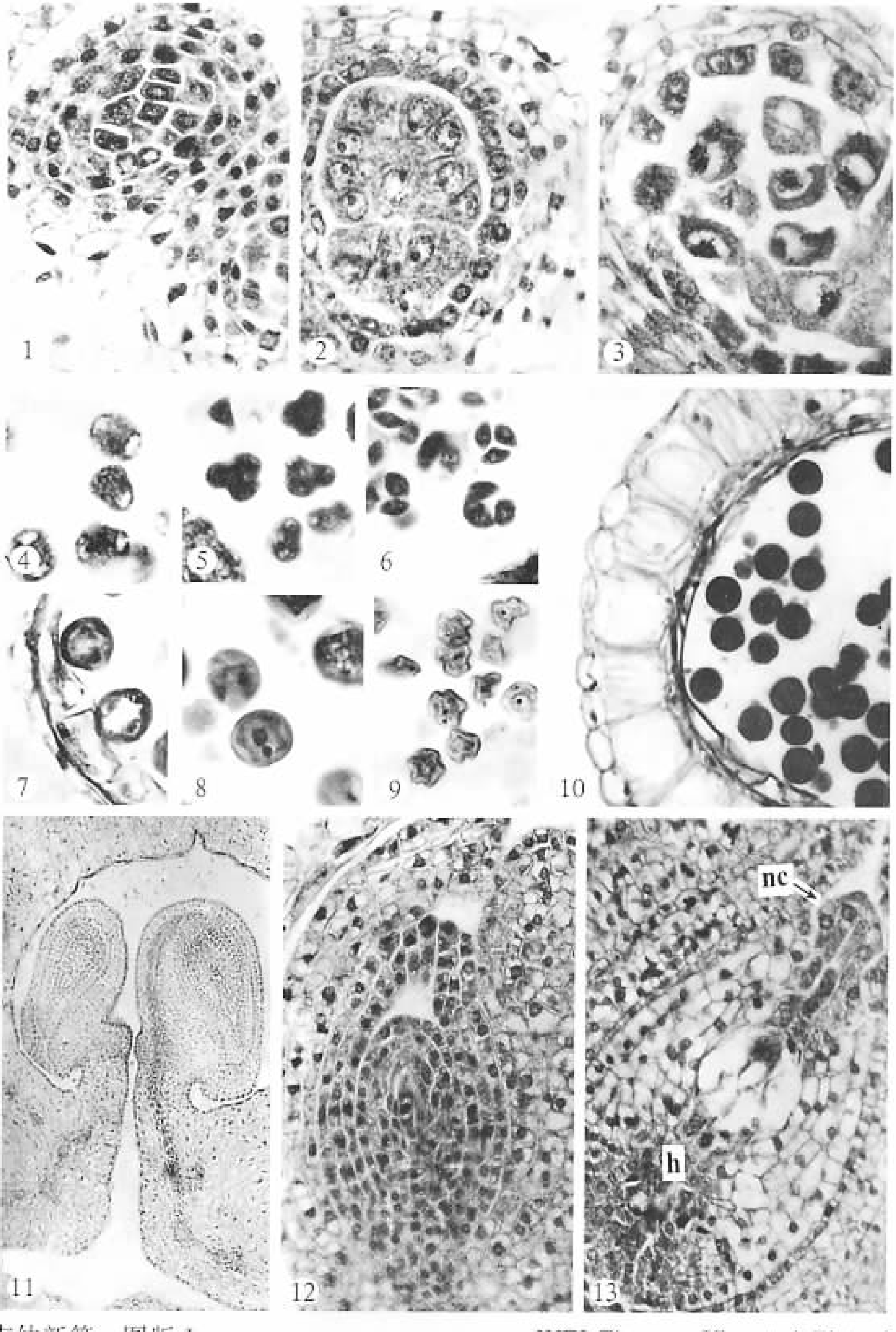
**图版 I** 1. **早期花药横切，示造孢细胞和** 3～4 **层花药壁**；2. **花药横切，示早期的花粉母细胞和** 5 **层花药壁**；3. **花药横切，示花粉母细胞和具有** 2 **细胞核的绒毡层细胞**；4～6. **花粉母细胞减数分裂的各个时期**；7～9. **雄配子体发育**；10. **成熟花药横切，示成熟花粉粒，宿存的表皮，纤维增厚的药室内壁，崩溃的中层和绒毡层**；11. **倒生胚珠**；12. **双珠被和"Z"形珠孔**；13. **珠心冠**（nc）**和承珠盘**（h）。（1－9，12×600；10，13×300；11×200）

**图版 II** 14. **两个大孢子母细胞**（mc）**及周缘细胞**（p），**内珠被发生**；15. **大孢子母细胞，内、外珠被发生**；16. **大孢子二分体**；17. **大孢子四分体，两个珠孔端大孢子已经退化**；18. **三分体，示亚合点端功能大孢子**；19. **二核胚囊**；20～21. **连续切片，示四核胚囊**；22. **成熟胚囊**（ac：**反足细胞**）；23. **多胚现象**；24. **功能雌花雄蕊中的花粉母细胞**；25. **功能雌花雄蕊中的花粉母细胞开始减数分裂，绒毡层开始退化**。（**除** 19×300 **外其余** ×600）

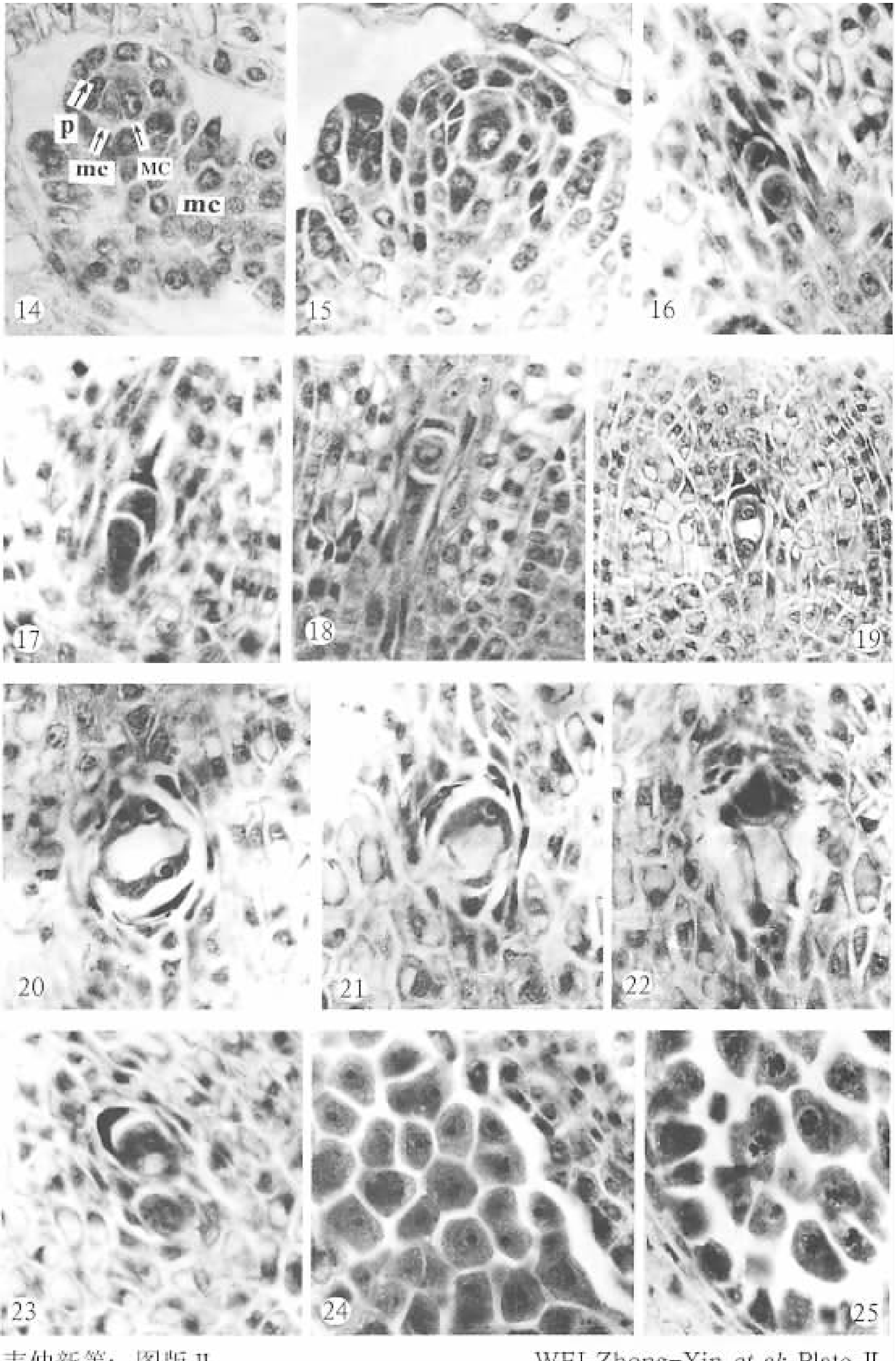
## Explanation of Plates

**Plate Ⅰ** Fig. 1. Transverse section (TS) of a young anther, showing sporogenous cells and 3－4 layers of anther wall. Fig. 2. TS of an anther, showing early pollen mother cells and 5 layers of anther wall. Fig. 3. TS of an anther, showing pollen mother cells and the tapetum cells with 2 nuclei. Figs. 4－6. Meiosis of pollen mother cells. Figs. 7－9. The development of male gemetophytes. Fig. 10. TS of a mature anther, showing mature two-celled pollen grains at shedding stage, and persistent anther epidermis and fibrous endothecium with degenerating middle layers and tapetum. Fig. 11. Longitudinal section (LS) of anatropous ovules. Fig. 12. LS of an ovule, showing the microphyle formed by both inner and outer integuments. Fig. 13. Nucellar cap (nc) and hypostasa (h). (Figs1－9, 12×600; Figs. 10, 13×300; Fig. 11×200)

**Plate Ⅱ** Fig. 14. LS of a young ovule, showing two megaspoue mother cells (mc) and the parietal cells (p). Fig. 15. LS of a young ovule, showing the megaspore mother cell and the origins of inner and outer integuments. Fig. 16. Megaspore dyad. Fig. 17. Megaspore tetrad with degenerating microphylar megaspores. Fig. 18. Triad of megaspore, showing sub-chalazal megaspore functional. Fig. 19. 2-nucleate embryo sac. Figs. 20－21. Successive sections of 4-nucleate embryo sac. Fig. 22. Mature embryo sac (ac: antipodal cells). Fig. 23. Two embryo sacs in one ovule. Figs. 24－25. Pollen mother cells in the functional female flower. (All figs×600, except Fig. 19×300)




韦仲新等：图版 I　　WEI Zhong - Xin *et al*: Plate I




韦仲新等：图版 II　　　　WEI Zhong-Xin *et al*: Plate II